植 物 分 类 与 资 源 学 报 2011，33 (5)：565～570
Plant Diversity and Resources DOI：10.3724/SP.J.1143.2011.11040

雌先熟植物茄参（茄科）的繁育系统*

万金鹏[1,2]，朱兴福[1]，李庆军[1**]
（1 热带森林生态学重点实验室，中国科学院西双版纳热带植物园，云南 勐腊 666303；
2 中国科学院研究生院，北京 100049）

摘要：对分布于云南西北部的茄参（*Mandragora caulescens*）的繁育系统进行了研究。茄参的花期为5月底到6月初，单花持续时间为（9.9±2.8）d，其性表达方式为雌性先熟。有三种昆虫拜访茄参的花，白背熊蜂蜂王是最有效的传粉昆虫，但其访花频率很低；苍蝇和蚂蚁的访花频率较高，但苍蝇传粉效率十分有限；蚂蚁是窃蜜者。授粉实验证明茄参具有部分自交亲和能力，但由于雌性先熟，不具备主动自交能力。人工添加异交花粉显著提高了结实率和结籽数，证明茄参存在花粉限制。茄科的大部分植物是严格自交不亲和的，但茄参族的茄参是自交部分亲和，这和茄科天仙子族的部分成员类似。我们认为这两个独立起源于新世界向欧亚大陆扩散事件的族，各自从自交不亲和向自交亲和转变可能与高山地区恶劣的自然条件有关，这种繁育系统的进化模式是否具有普遍性值得进一步研究。

关键词：传粉限制；自交亲和性；雌雄异熟；高山地区
中图分类号：Q 948 **文献标识码**：A **文章编号**：2095-0845(2011)05-565-06

Breeding System of Protogynous *Mandragora caulescens* (Solanaceae)

WAN Jin-Peng[1,2], ZHU Xing-Fu[1], LI Qing-Jun[1**]
(1 *Key Laboratory of Tropical Forest Ecology*, *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Mengla 666303, China; 2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: We studied the breeding system of *Mandragora caulescens* that distributed in the northwest of Yunnan province. Our results showed that this species bloomed from late-May to early-June. Flowers were protogynous and lasted (9.9±2.8) d. Three types of visitors were observed. The Queen of *Bombus festivces* was an effective pollinator, but its visiting frequency was rather low. Although flies and ants visited flowers with high frequency, flies rarely pollinated flowers and ants were totally nectar thieves. Pollination experiments suggested the species was partly self-compatible, but protogyny made autonomous selfing become impossible. Fruit set and seed production with supplemental outcrossing pollen was significantly enhanced compared with natural flowers, suggesting pollen limitation in this species. Most species of Solanaceae were strictly self-incompatible, but *M. caulescens* was partly self-compatible which was similar with three studied Hyoscyameae members. Hyoscyameae and Mandragoreae formed a monophyletic group independently as a result of two independent dispersal events from the New World into Eurasia. We considered the two tribes independently lost SI systems, and this transition related to harsh environment of alpine region. It is worth conducting further study to clarify whether the evolutionary transition is common in alpine region.

Key words: Pollination limitation; Self-compatibility; Dichogamy; Alpine region

大部分被子植物都具有异交传粉的特点，然而约有20%的被子植物是以自交的方式来繁殖后代

* 基金项目：国家自然科学基金（31070340）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：qjli@xtbg.ac.cn
收稿日期：2011-03-08，2011-04-21 接受发表
作者简介：万金鹏（1985-）男，在读硕士研究生，主要从事传粉生物学和进化生物学研究。E-mail：jpwdreamfly@gmail.com

(Barrett, 2002a)。从异交向自交转变是被子植物繁育系统进化的主要趋势(Stebbins, 1974; Barrett 和 Harder, 1996; Barrett, 2008)。在传粉昆虫缺乏或者不稳定的情况下,自交可以提供繁殖保障,这被认为是自交进化最重要的选择优势(Baker, 1955; Schoen 等, 1996);同时相对于异交而言,自交会通过花粉和胚珠提供两套基因给后代,即自动选择优势(Fisher, 1941; Lloyd 和 Schoen, 1992);另外,以自交方式来繁殖后代的植物,不需要花费很多的资源,比如大型且鲜艳的花,来吸引传粉昆虫。虽然自交有很多好处,但其弊端也很明显,如自交衰退、胚珠和花粉折损(Lloyd 和 Schoen, 1992; Eckert 和 Herlihy, 2004; Goodwillie 等, 2005; Eckert 等, 2006)。高山地区恶劣的自然环境条件,如低温、强风和强紫外线等不利因素限制了传粉昆虫的种类和活动能力(Arroyo 等, 1982; Kearns 和 Inouye, 1994),在这些条件下,高山植物很有可能采取自交方式来适应高山不良自然环境以保证种群的延续;同时恶劣的自然条件可能使高山植物遭受更加严重的近交衰退(Armbruster 和 Reed, 2005),进而限制了高山植物向自交进化。

茄科(Solanaceae)的多数植物具有自交不亲和的特点,但该科一些物种具有从高度自交不亲和向自交亲和的繁育系统转变的趋势(Browers, 1975; McMullen, 1987; Schueller, 2004)。段元文等(2007)和王赟等(2009)研究发现,分布在青藏高原的茄科植物山莨菪(*Anisodus tanguticus*)、铃铛子(*A. luridus*)和赛莨菪(*A. carniolicoides*)部分或者完全自交亲和,并且部分个体具有主动自交能力,他们认为这些植物的自交亲和性与其分布于高山环境有关,可能是由于缺少传粉者导致自交不亲和向自交亲和转变。

我们在云南香格里拉发现茄科植物茄参(*Mandragora caulescens*)花中存有大量花蜜,但有效传粉者很少,推测茄参可能具有一定的自交亲和性,以此来弥补传粉者稀少的不足。茄参族和天仙子族是茄科唯一两个仅分布于欧亚大陆的族,地中海和青藏高原是其分布中心。最近的研究表明,这两个族起源于两次独立的从新世界向欧亚大陆的扩散事件(Tu 等, 2010)。段元文等(2007)和王赟等(2009)所研究的三个种都属于天仙子族的成员,而分布于青藏高原及邻近地区的茄参族成员的繁育系统却没有研究报道。因此,开展茄参繁育系统的研究对我们理解高山植物繁育系统的进化模式具有重要的参考价值。此外,茄参被列入云南省重点保护植物名录(周彬, 2010),研究其繁育系统对于该物种的保护也具有重要意义。本研究主要回答以下三个问题:(1)哪些昆虫是茄参的有效传粉者?(2)茄参是否具有自交能力?(3)茄参的自然居群是否存在花粉限制?

1 材料和方法

1.1 研究材料和地点

茄参(*M. caulescens*)是多年生草本,分布于中国四川西部、云南西北部和西藏东部,锡金和印度也有分布,常生于海拔 2 200~4 200 m 的山坡草地。茄参的花冠为辐射钟状,暗紫色,5 中裂。研究的居群位于云南省迪庆州香格里县石卡雪山的一个山坡上,地理位置为 99°34′57″E, 27°55′43″N,海拔 3 900 m,植被为杜鹃灌丛。研究时间为 2010 年 5–6 月。

1.2 研究方法

1.2.1 *花部综合特征* 随机标记 20 个位于不同植株上即将开放的花蕾,每天上午 10:00 和下午 17:00 记录每朵花的状态,即花是否开放,柱头是否展现,花药是否散粉,用于计算单花的持续时间。同时记录柱头是否和花药接触,以此来判定是否存在主动自交的可能性。另外选取 50 朵正在盛开的花,用便携式电子游标卡尺测量每朵花的花冠长、花冠直径、花药长、花药高和柱头高。用 5 μL 的玻璃毛细管(Sigma, USA)测量每朵花的花蜜量,再用手持式折射计(Bellingham and Stanley Ltd., UK)测量花蜜的糖浓度。结果用平均值±标准差(Mean±SD)表示。

1.2.2 *访花昆虫* 在茄参的盛花期,每天选择 10~15 朵正在开放的花,在上午 9:00 到下午 17:00 之间,当天气状况较好时,观察记录访花昆虫,根据其行为判断是否为茄参的有效传粉者。昆虫的访花频率用单花每小时的访花次数表示。

1.2.3 *交配系统* 自交亲和性——为了检测茄参的交配系统,随机选择 180 个植株,平均分成 6 组做以下处理:(1)自然对照(Natural control);(2)去雄套袋(Netting and emasculation);(3)不去雄套袋(Netting without emasculation);(4)去雄不套袋(Emasculation without netting);(5)人工去雄自交(Manual geitonogamous pollination);(6)人工去雄异交(Manual outcrossing)。统计每种处理的结实率和每果种子数。用单因素方差分析比较 6 种处理的平均种子数的差异(ln 对数转换每果种子数)。

用人工去雄自交的结实率和种子数分别除以人工去雄异交的结实率和平均种子数，得出茄参的自交亲和系数（Index of self-compatibility）（Becerra 和 Lloyd，1992）。

传粉限制——为了检测该居群是否存在花粉限制，选取 30 个植株添加异交花粉，于果实成熟的时候，统计该处理的结实率和每果种子数，并与自然对照的结实率（Pearson Chi-Square Test）和每果结籽数进行比较（Independent T Test）。用 1-(自然状态的结实率或平均种子数/补充授粉的结实率或平均种子数）计算传粉限制。

2　结果

2.1　花部综合特征

茄参为克隆生长植物，单个克隆有多个分株；单个分株开花数为 1～7 朵，陆续开放；花为两性花，花冠为辐射钟状，暗紫色，长为（21.88±3.54）mm，花冠直径为（19.56±4.47）mm，花药长为（4.80±1.99）mm，花药高为（12.42±2.01）mm，柱头高为（9.60±2.41）mm（表 1）。茄参为雌性先熟，当花一开放，柱头表面分泌粘液，花药位于边缘与花冠接触并未散粉，花药逐渐随着花丝向中央方向运动。花开放（2.8±1.0）d 后，花药运动到中央并能碰到柱头，花药开始散粉，但此时柱头已经变干（图 1）。茄参的单花持续时间为（9.9±2.8）d。茄参的花在开放过程中分泌花蜜，花蜜保有量为（3.56±5.28）μL，浓度为（53.33±27.29）%。

2.2　访花昆虫

对茄参的访花昆虫连续观察了 5 d，总计时间为 24 h。苍蝇和蚂蚁为主要的访花昆虫，苍蝇取食花粉和花蜜，访花频率为 0.5 次/小时·花；蚂蚁主要吸取花蜜，访花频率为 0.23 次/小时·花。另外还观察到白背熊蜂的蜂王拜访茄参的花，可以收集花粉和取食花蜜，但总共仅观察到 7 个回合的访花，约为 0.04 次/小时·花。这三种访花昆虫中传粉效率最高的是熊蜂，熊蜂个体较大，访花时可以充分接触花药和柱头，从而可以传播花粉；苍蝇很多时候只是停留在花冠上，取食花蜜时从花冠边缘进出花冠基部，一般不会接触到花药和柱头，当取食花粉的时候，柱头已经失去活性，传粉的可能性很小；而蚂蚁个体很小，访花时间长，从花冠内缘进出花冠基部吸取花蜜，不会碰到柱头和正在散粉的花药。总之，熊蜂是非常有效的传粉昆虫，苍蝇的传粉效率十分有限，蚂蚁是该种植物的窃蜜者（图 1）。

2.3　交配系统

去雄套袋处理没有任何个体结实，说明茄参不存在孤雌生殖现象。不去雄套袋处理也没有结实，说明茄参不具备主动自交能力。去雄不套袋和自然对照的结实率和种子数差异都不显著，说明茄参依赖于昆虫传粉，但传粉昆虫介导的同株异花授粉较少或者没有。自交处理的结实率为 59%，种子数为 89.58±44.97；而异交处理的结实率为 84%，种子数为 164.78±77.65。异交结实率和种子数显著高于自交的结实率和种子数，基于结实率和平均种子数计算得到的自交亲和系数分别为 0.70 和 0.54（表 2），表明茄参属于自交部分亲和的植物。

表 1　茄参的花形态特征（平均值±标准差，$N=30$）

Table 1　Floral traits of *Mandragora caulescens*（Mean±SD，$N=30$）

花冠长 Corolla length/mm	花冠直径 Corolla diameter/mm	柱头高 Stigma height/mm	花药高 Anther height/mm	花药长 Anther length/mm	雌性阶段 Female phase/d	雄性阶段 Male phase/d
21.88±3.54	19.56±4.47	9.60±2.41	12.42±2.01	4.80±1.99	2.8±1.0	7.1±2.2

表 2　茄参不同授粉处理的结实率和每果种子数（平均值±标准差），不同处理间标有相同字母的值表示其相差不显著（$P=0.05$）

Table 2　Fruit set and seed number per fruit（Mean±SD）from different treatments. Values sharing with the same letter among different treatment reveal that the difference is not significant at $P=0.05$ level

处理 Treatment	结实率 Fruit set	每果种子数 Seed number per fruit	样本量 Sample size
人工自交 Manual selfing	59%	89.58±44.97[a]	82
去雄不套袋 Emasculation without netting	29%	98.76±76.67[a]	93
自然对照 Natural control	28%	105.32±89.69[a]	127
人工异交 Manual outcrossing	84%	164.78±77.65[b]	73
自交亲和系数 Index of self-compatibility	0.70	0.54	—
传粉限制 Pollination limitation	0.68	0.33	—



图1 A：刚开放的花；B：处于雄性阶段的花；C：蚂蚁吸取花蜜；D：白背熊蜂蜂王访花

Fig.1 A：a flower at the beginning of anthesis；B：a flower at male phase；C：ants taking nectar from a flower；D：a Queen of *Bombus festivces* visiting a flower

2.4 花粉限制

添加异交花粉显著提高了茄参的结实率和种子数，结实率从28%提高到88%，种子数从105.32±89.69提高到157.10±68.43（图2），以结实率和平均种子数计算得到的传粉限制分别为0.68和0.33，这说明茄参存在一定的花粉限制（表2）。

3 讨论

3.1 花部综合特征与传粉模式

茄参花冠为钟状，暗紫色，开花后分泌大量花蜜，花粉有粘性不容易被风吹落，这些花部特征是适应虫媒传粉的。茄参花性表达为雌性先熟和雌雄异位，这些机制被认为是解决雌雄功能干扰的有效机制（Barrett，2002b）。茄参的花一开放，

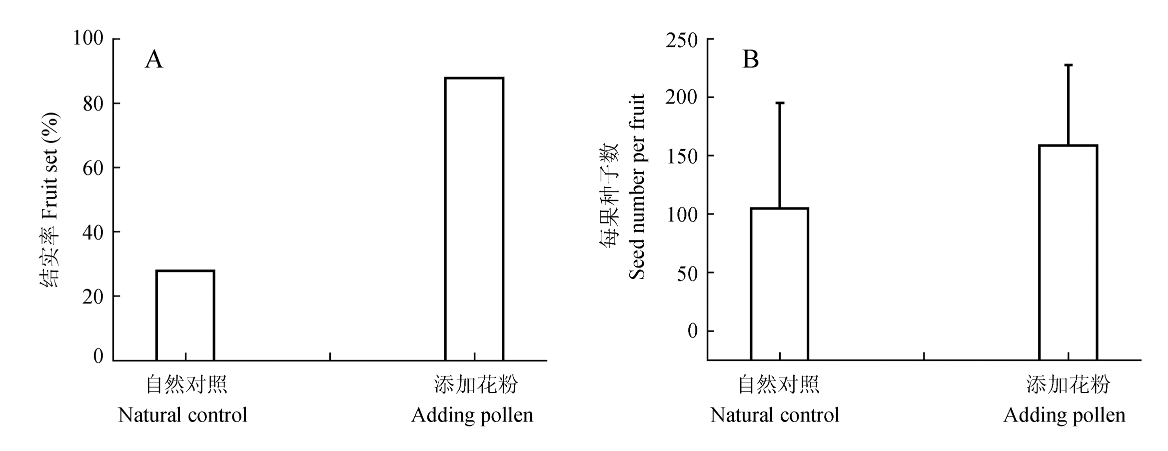


图 2　自然对照和添加异交花粉处理的结实率（A）和每果种子数（B）(Mean+SD)，(两者 P<0.05)

Fig. 2　Fruit set (A) and seed number per fruit (B) (Mean+SD) of natural control and adding outcrossing pollen treatment, (Both P<0.05)

柱头表面就会分泌粘液，花药位于花冠边缘并远离柱头且没有散粉，当花药从花冠边缘由花丝带到可以和柱头接触并开始散粉的时候，柱头可能已经失去了活性。茄参的这种单花展示机制，可能是为了避免雌雄干扰和精确传粉。花刚开放的时候，执行的是雌性功能，之后花药运动到花冠中央并散粉执行的是雄性功能，这样就可以做到雌雄功能上的分离从而避免干扰。散粉的花药和具有活性的柱头都位于花冠中央，它们都和传粉昆虫的相应部位接触，从而做到精确传粉。

3.2　访花昆虫

茄参分布地区海拔高，气温较低，在研究地点还存在较多积雪，其开花物候早，此时具有活动能力的传粉昆虫还比较少，蜂类主要为熊蜂的蜂王。白背熊蜂的蜂王是茄参的有效传粉昆虫，我们的研究和 Knapp（2010）所观察到的结果一致，他发现另外一种茄参属植物也是蜂类传粉。苍蝇在花上停留时间较长，但大多不进入花冠，只有很少一部分去取食花蜜和花粉，其取食花蜜时从花冠边缘进出花冠基部，一般不会碰触到柱头和花药，而其取食花粉时柱头已经变干，即使和柱头接触，传粉的可能性也较小，因此苍蝇的传粉作用很有限；蚂蚁的访花频率也较高，通常在一朵花内活动，停留在蜜腺处吸取花蜜，它们完全是窃蜜者。虽然熊蜂的拜访频率较低同时苍蝇的传粉效率很低，但茄参较长的单花花期在一定程度上可以弥补传粉的不足。

3.3　交配系统

基于结实率和平均种子数计算得到的自交亲和系数分别为 0.70 和 0.54，茄参属于自交部分亲和植物，这和段元文等（2007）对山莨菪的研究类似。本实验仅研究了一个居群，对更多的居群进行研究，可能会得出一些有趣的结论，从而对茄参的自交亲和性有更深入的理解。

添加异交花粉显著提高了茄参的结实率和结籽数，说明茄参存在比较严重的花粉限制。高山地区自然环境的低温、强风和强紫外线等不利因素限制了传粉昆虫的种类和活动能力（Arroyo 等，1982；Kearns 和 Inouye，1994），可能是茄参存在传粉限制的主要原因。虽然茄参的花在开放过程中花药可以和柱头接触，同时部分个体是自交亲和的，但由于茄参的完全雌性先熟，并不能完成主动自交，这与段元文等（2007）对山莨菪的研究不同，山莨菪的自交亲和性和不完全雌性先熟的特点使得其主动自交成为可能。而本研究中，自交亲和性并不能直接给茄参提供繁殖保障，但是自交亲和使得同株异花传粉变得可能，同时近交成功率也会增加。我们在研究中就观察到熊蜂在一个访花回合会拜访同一植株的数朵花，这样就会导致同株异花传粉。在传粉不足的情况下，从自交不亲和向自交亲和转变可以增加一定的繁殖适合度。Igic 等（2008）就总结出，当物种从大陆向岛屿扩散，低海拔向高海拔扩散，热带向温带扩散的过程中，自交不亲和的植物很有可能转变成自交亲和的植物，以此保证在恶劣的环境条件下成功繁衍后代。

茄科植物有 2 500 余种，其分化中心在新世界尤其是南美（Hunziker，2001）。天仙子族和茄

参族主要分布于欧亚大陆，地中海和青藏高原是它们的分布中心，最近的研究表明这两个族起源于两次独立的从新世界向欧亚大陆扩散事件（Tu等，2010）。段元文等（2007）和王赟等（2009）证明了天仙子族的山莨菪、铃铛子和赛莨菪三个物种具有一定的自交亲和性，我们的研究结果也证明了茄参族的茄参具有一定的自交亲和性，因此茄参族和天仙子族至少各有一次从自交不亲和向自交亲和的进化。这四个物种都是分布于青藏高原极其邻近的高山地区，它们繁育系统的进化可能和高山地区恶劣的自然条件有关，这种繁育系统的进化模式是否具有普遍性值得进一步研究。

致谢 香格里拉高山植物园主任方震东老师对实验提供大力支持和中国科学院西双版纳热带植物园夏永梅副研究员、苗白鸽女士对文章修改提出宝贵建议。

〔参 考 文 献〕

Armbruster P, Reed DH, 2005. Inbreeding depression in benign and stressful environments ［J］. *Heredity*, **95**: 235—242

Arroyo MTK, Primack R, Armesto J, 1982. Communit studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation ［J］. *American Journal of Botany*, **69**: 82—97

Baker HG, 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal ［J］. *Evolution*, **9**: 347—348

Barrett SCH, 2002a. The evolution of plant sexual diversity ［J］. *Nature Reviews Genetics*, **3**: 274—284

Barrett SCH, 2002b. Sexual interference of the floral kind ［J］. *Heredity*, **88**: 154—159

Barrett SCH, 2008. Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: An overview ［J］. *International Journal of Plant Science*, **69**: 1—5

Barrett SCH, Harder LD, 1996. Ecology and evolution of plant mating ［J］. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 73—79

Becerra JX, Lloyd DG, 1992. Competition-dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): A second action of self-incompatibility at the whole flower level? ［J］. *Evolution*, **46**: 458—469

Browers KAW, 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae)［J］. *American Journal of Botany*, **62**: 633—638

Duan YW (段元文), Zhang TF (张挺峰), Liu JQ (刘建全), 2007. Pollination biology of *Anisodu tanguticus* (Solanaceae) ［J］. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15** (6): 584—591

Eckert CG, Herlihy CR, 2004. Using a cost-benefit approach to understand the evolution of self-fertilization in plants: the perplexing case of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)［J］. *Plant Species Biology*, **19**: 159—173

Eckert CG, Samis KE, Dart S, 2006. Reproductive assurance and the evolution of uniparental reproduction in flowering plants ［A］. In: Harder L, Barrett SCH, eds. *Ecology and Evolution of Flowers* ［M］. Oxford: Oxford University Press, 183—201

Fisher RA, 1941. Average excess and average effect of a gene substitution ［J］. *Annals of Eugenics*, **11**: 53—63

Goodwillie C, Kalisz S, Eckert CG, 2005. The evolutionary enigma of mixed mating system in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence ［J］. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**: 47—79

Hunziker AT, 2001. *Genera Solanacearum: The Genera of Solanaceae Illustrated, Arranged According to a New System* ［M］. Ruggell, Liechtenstein: A. R. G. Gantner; Königstein, Germany: Koeltz Scientific Books

Igic B, Lande R, Kohn J, 2008. Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences ［J］. *International Journal of Plant Sciences*, **169** (1): 93—104

Kearns CA, Inouye DW, 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae) ［J］. *American Journal of Botany*, **81**: 1091—1095

Knapp S, 2010. On 'various contrivances': pollination, phylogeny and flower form in the Solanaceae ［J］. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Biological Sciences*, **365**: 449—460

Lloyd DG, Schoen DJ, 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization ［J］. *International Journal of Plant Sciences*, **153**: 358—369

McMullen CK, 1987. Breeding systems of selected Galapagos Islands angiosperms ［J］. *American Journal of Botany*, **74**: 1694—1705

Schoen DJ, Morgan MT, Bataillon T, 1996. How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation ［J］. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Biological Sciences*, **351**: 1281—1290

Schueller Ak, 2004. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae)［J］. *American Journal of Botany*, **91**: 672—681

Stebbins GL, 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level* ［M］. Cambridge, MA: Harvard University Press

Tu T, Volis S, Dillon MO *et al*., 2010. Dispersals of Hyoscyameae and Mandragoreae (Solanaceae) from the New World to Eurasia in the early Miocene and their biogeographic diversification within Eurasia ［J］. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**: 1226—1337

Wang Y (王赟), Luo J (罗建), Xu JC (许建初), 2009. A comparative study on the pollination mechanism of *Anisodus luridus* and *A. carniolicoides* (Solanaceae)［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **31** (3): 211—218

Zhou B (周彬), 2010. Revising the Yunnan key protected wild plants list［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **32** (3): 221—226